Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum



# Beobachtungen über die Endospermentwicklung von *Hieracium aurantiacum*

Von

Karl Schnarf

(Mit 1 Doppeltafel)

(Vorgelegt in der Sitzung am 27. November 1919)

Die im allgemeinen sehr reichhaltige Literatur über die Samenentwicklung der Kompositen weist in einer Hinsicht große Lücken auf, nämlich in der Kenntnis der Endospermbildung. Diese Tatsache veranlaßte mich im Anschlusse an meine Untersuchungen über die Labiaten und *Plantago*,[1] in denen dem Endosperm und seiner Bildung besondere Aufmerksamkeit gewidmet worden war, den Kompositen einige Beobachtungen zu schenken. Im folgenden wird nun über einige Stadien der Samenentwicklung von *Hieracium aurantiacum* berichtet werden.

Diese Art gehört zu den apogamen Hieracien, welche von Ostenfeld[2] und Rosenberg[3] unter Anwendung cytologischer und experimenteller Methoden in so erfolgreicher

[1] Schnarf, Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Labiaten (Denkschr. Akad. Wiss. Wien, 94. Bd., 1917); — Zur Entwicklungsgeschichte von *Plantago media* (diese Sitzungsber., Abt. I, 126. Bd., 10. Heft, 1917).

[2] Ostenfeld, Castration and Hybridization Experiments with some species of *Hieracia* (Bot. Tidskr., *27*, 1906, p. 225—248; — Further Studies on the Apogamy and Hybridization of the *Hieracia* (Zeitschr. indukt. Abst.- und Vererbungslehre, *3*, 1910, p. 241—345).

[3] Rosenberg, Cytologieal studies on the apogamy in *Hieracium* (Bot. Tidskr., *28*, 1907, p. 143—170); — Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in *Hieracium* (Svensk. bot. Tidskr., *11*, 1917, p. 145—206).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum



Weise untersucht worden sind. Bei den apogamen Hieracien stellte Rosenberg fest, daß aposporische Embryosäcke, die aus Nucellarzellen hervorgehen, zur Entwicklung gelangen. Der ursprüngliche — haploïde — Embryosack wird entweder in frühen Stadien verdrängt oder kommt gleichzeitig mit dem aposporischen in derselben Samenanlage zur Ausbildung. Für *H. aurantiacum* im besonderen hebt Rosenberg[1] hervor, daß der Embryosack aus einer Epidermiszelle des Nucellus hervorgehe. Eine sorgfältige Untersuchung zeigte ihm, »that nearly always the typical embryo sac becomes quite crushed or often cut off by the aposporic embryo sac«. Mit einer gewissen Reserve berichtet Rosenberg auch über einige Beobachtungen, aus denen hervorgeht, daß möglicherweise noch eine andere Art der Entstehung eines diploïden Embryosackes bei dieser Art eine Rolle spiele. Es werde nämlich die Tetradenteilung in der Weise verändert, daß bei der zweiten Teilung keine Wand zwischen den Tochterkernen gebildet werde, worauf diese verschmelzen. Aus einer der so entstehenden diploïden Zellen gehe möglicherweise ein Embryosack hervor.

Abgesehen von der zuletzt erwähnten Entstehungsweise fand ich in meinem Materiale[2] zahlreiche jugendliche Stadien, welche dieselbe aposporische Entstehung von Embryosäcken zeigten, wie sie Rosenberg beschrieben hat. In weiter vorgeschrittenen Stadien beobachtete ich einerseits einfache Embryosäcke, denen es im ausgebildeten Zustande nicht anzusehen ist, ob sie sporogen oder aposporisch entstanden sind; andrerseits waren auch zahlreiche Samenanlagen zu finden, in denen zwei Embryosäcke auftraten. Von diesen

---

[1] Bot. Tidskr., *28*, 1907, p. 158.

[2] Es stammte aus einem Privatgarten in Iglau, wo es sich seit Jahren auf den Rasenflächen durch ausgiebige Ausläuferbildung erhält. Es handelt sich zweifellos um das häufig kultivierte *Hieracium aurantiacum* der Gärtner, das hier verwildert ist. Von dem wildwachsenden *H. aurantiacum* L. unterscheidet sich die Pflanze durch starke Förderung der vegetativen Teile, insbesondere durch äußerst kräftige Ausläuferbildung. Zu entscheiden, ob diese Eigentümlichkeiten von Bastardierung herrührt oder mit den Lebensbedingungen in der Gartenkultur zusammenhängt, halte ich für schwer möglich, da in unseren Herbarien kultivierte Hieracien ganz fehlen und sich auch die Spezialforscher der Gattung mit diesen nicht beschäftigt zu haben scheinen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum



beiden nahm fast immer einer den größeren Teil des zur Verfügung stehenden Raumes ein. Es boten sich da ähnliche Bilder, wie sie von Rosenberg für *H. flagellare* gebracht wurden.[1] Mit diesem Autor stimme ich darin überein, daß es wohl fast immer ein aposporischer Embryosack ist, der über den anderen, wahrscheinlich typischen Embryosack dominiert. Dieser kleinere Embryosack bringt es vielfach nicht einmal bis zum achtzelligen Stadium. Neben diesen Samenanlagen, die entweder nur einen einfachen Embryosack enthalten oder in denen deren zwei auftreten — im letzteren Falle wird im folgenden der Kürze wegen die Bezeichnung »zusammengesetzter Embryosack« gebraucht —, finden sich in meinem Materiale sehr häufig solche Samenanlagen, deren Embryosackhöhle von Zellen eingenommen wird, die überhaupt keine embryosackartige Anordnung zeigen. Da diese Fälle zu dem im Titel gegebenen Thema keine Beziehungen aufweisen, mag hier folgende kurze Beschreibung genügen.

Der Embryosackraum ist in mehrere — meist vier — Etagen durch Querwände geteilt. In jeder befinden sich mehrere (2 bis 4) Kerne, die in einer gemeinsamen zentralen Plasmamasse eingebettet liegen. In einer dieser Kammern befindet sich eine abgegrenzte, seitlich angewachsene Zelle, die sehr oft durch ihr Aussehen und die Verteilung des Cytoplasmas einer typischen Eizelle zum Verwechseln ähnlich ist. Die Entwicklungsgeschichte eines solchen abnormen Embryosackes liegt mir nicht vor; aber es ist wahrscheinlich, daß das ganze aus einer Tetradenteilung hervorgegangen ist, nach welcher aber keine der vier Tochterzellen den Vorrang erlangt hat. In jeder derselben sind Kernteilungen — wie die oft ungleiche Größe der Kerne vermuten läßt, unregelmäßiger Art — eingetreten und in einer — nach meinen Beobachtungen jedoch nie in der mikropylaren — wurde eine Eizelle zur Ausbildung gebracht. Neben solchen extremen Abnormitäten, die von dem typischen Embryosacke so sehr abweichen, kommen auch Abweichungen geringeren Grades vor. Vor allem gibt es zusammengesetzte Embryosäcke, die nicht nur zwei,

[1] Rosenberg, l. c., Fig. XI *A* und *C*.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum



sondern drei Embryosäcke enthalten, von denen einer oder zwei durch die Konkurrenz des »Hauptembryosackes« unterdrückt werden, bevor sie noch achtkernig geworden sind. Solche dreifach zusammengesetzte Embryosäcke müssen entweder dadurch entstanden sein, daß mehrere Nucelluszellen zu diploïden, thyllenartig in den Embryosackraum hineinwachsenden Embryosäcken ausgewachsen sind, oder dadurch, daß mehrere Tetradenzellen gekeimt sind. Das erstere kommt mir wahrscheinlicher vor. Eine andere, recht häufig zur Beobachtung gelangende Unregelmäßigkeit besteht darin, daß in sonst normal aussehenden Embryosäcken Zellen auftreten, die in den achtkernigen Embryosack gar nicht hineinpassen, sozusagen überschüssig sind, und die bisweilen das Aussehen einer Eizelle haben. Bei dem vereinzelten Auftreten dieser Zellen ist es natürlich schwer, die Entstehung einer solchen überschüssigen Eizelle festzustellen.

Zur Charakteristik meines Materiales seien noch schließlich die sehr häufigen Fälle von Polyembryonie hervorgehoben. Ich konnte zahlreiche Fälle beobachten, wo neben dem typischen noch ein oder zwei, vereinzelt sogar drei atypische Embryonen in demselben Embryosacke auftraten. Die atypischen Embryonen traten entweder in der Nähe des Eiapparates auf oder in der Mitte des Embryosackes. Über die Möglichkeiten, die für ihre Bildung in Betracht kommen, sei folgendes bemerkt: Jedenfalls kommen nur Elemente des Embryosackes in Betracht; bei dem tenuinucellaten Bau der Samenanlage kommt ja der Nucellus überhaupt nicht in Frage und ebenso zeigt das Integument, das gegen den Embryosack zu als sogenanntes Tapetum ausgebildet ist, nirgends die Neigung zur Bildung eines Adventivembryos. Dagegen müssen wir sehr an die Möglichkeit von Synergidenembryonen denken, da in meinem Materiale relativ oft zwei Embryonen in der Gegend des Eiapparates zu finden waren;[1] ferner an die, daß die früher

[1] Auch Murbeck (Parthenogenese bei den Gattungen *Taraxacum* und *Hieracium*, Bot. Notiser, Lund 1904, p. 294) berichtet über Synergidenembryonen bei *Hieracium*.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum



erwähnten überschüssigen Eizellen zu Embryonen werden, daß auch Endospermzellen solche liefern[1] und daß eine Antipode zu einem Embryo auswächst.[2] Dagegen kann ich weder auf Grund meiner Beobachtungen noch aus der Literatur Belege anführen, daß zwei in derselben Samenanlage vereinigte Embryosäcke Embryonen lieferten.

---

Nach diesen Vorbemerkungen, die die in meinem Materiale zu beobachtenden Verhältnisse charakterisieren sollen, mögen nun einige Beobachtungen über die Endospermverhältnisse an der Hand typischer Einzelfälle besprochen werden.

Fig. 1 zeigt einen zusammengesetzten Embryosack. In der Mikropylargegend befindet sich die von zwei Synergiden begleitete Eizelle. Die Unversehrtheit der Synergiden sowie die gänzliche Abwesenheit eines Pollenschlauches zeigen, daß die Endospermbildung offenbar unabhängig von einem Befruchtungsvorgange begonnen hat. Das vorliegende Endospermstadium ist übersichtlich genug, um uns einen hinlänglich genauen Einblick in die ersten Endospermteilungsschritte zu gewähren. Es hat sich nämlich zuerst der primäre Endospermkern unter Bildung einer Längswand geteilt. In den beiden so entstandenen Zellen haben sich die Kerne wiederum geteilt unter Anlage von horizontalen Querwänden, deren Bildung noch nicht ganz abgeschlossen ist. Im übrigen sehen wir noch unter diesem Embryosack einen zweiten. Dieser zeigt in der Mitte die beiden nahe beisammenliegenden Polkerne und am oberen Ende einen größeren Kern mit zwei Kernkörperchen in einer nach oben vorspringenden Ausbuchtung und darunter zwei kleinere Kerne. Die letztgenannten drei Kerne, die in einer zusammenhängenden Plasmamasse liegen und nicht durch Wände abgegrenzt sind, lassen sich wohl ungezwungen als Eiapparat deuten. In der Antipoden-

---

[1] Von Rosenberg für *H. excellens* angegeben (Bot. Tidskr., *28*, 1908, p. 160).

[2] Von Rosenberg wird eine diesbezügliche Beobachtung an *H. flagellare* berichtet (l. c., p. 163).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum



region liegen die kleinen Antipoden des großen und des kleinen Embryosackes dicht beisammen. Eine größere, einkernige Zelle, die sich ebenfalls dort befindet, läßt sich schwer deuten; vielleicht ist sie nur eine aus irgend einem Grunde vergrößerte Antipodenzelle des größeren Embryosackes.

Ähnliche Verhältnisse führt Fig. 2 vor, die einen Querschnitt durch einen Embryosack in der Höhe der Eizelle darstellt. Der Vergleich der hier nicht abgebildeten folgenden Schnitte zeigte, daß hier ebenfalls ein zusammengesetzter Embryosack vorliegt. Das Endosperm besteht aber nur aus zwei Zellen, die durch eine Längswand getrennt sind.

Während in den bisher besprochenen Fällen die erste Endospermteilung unter Bildung einer Längswand erfolgte, zeigt die Fig. 3, daß die zuerst gebildete Wand auch in der Querrichtung verlaufen kann. Wir sehen hier einen einfachen Embryosack mit einem mehrzelligen Embryo. Daß dieser ohne Befruchtung entstanden, zeigt das Fehlen eines Pollenschlauches und die Unversehrtheit der beiden Synergiden. Am Grunde des Embryosackes sind sehr deutlich drei kleine Antipoden nachweisbar. Die Bildung des Endosperms kann nun offenbar nur in folgender Weise verlaufen sein: Der primäre Endospermkern hat sich zunächst unter Bildung einer Querwand, die in der Figur in der Nähe des Embryos liegt, geteilt. In dem ober dieser Wand befindlichen Raum ging eine Zellteilung unter Bildung einer Längswand, in dem darunter liegenden eine solche unter Bildung einer Querwand vor sich. In jeder dieser vier Zellen vollzieht sich eine weitere Zellteilung.

Die bisher besprochenen Fälle sind geeignete Belege dafür, daß das Endosperm zellular angelegt wird, daß aber die Wandbildung nicht immer nach denselben Richtungen verläuft. Auch in anderer Hinsicht kann man ein auffallendes Variieren feststellen. Während in den Fig. 1 und 2 das Endosperm der Bildung des Embryos vorausgeht, kann man in anderen Fällen beobachten, daß der Embryo in den Anfangsstadien gegenüber dem Endosperm voraus ist. Dieses letztere Verhalten scheint bei *Hieracium aurantiacum* geradezu die Regel zu bilden. Denn unter 13 Fällen, die ich beim Studium meiner Schnittserien gezeichnet habe, finde ich nur drei Fälle,

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum



wo das Endosperm, gegen zehn, wo der Embryo in den ersten Teilungsstadien voraus ist.

Recht zahlreich sind diejenigen Fälle, wo sogar schon ein mehrzelliger Embryo zu finden ist, bevor sich noch die Polkerne vereinigt haben. Wohl findet man schon ganz junge, eben fertig gewordene Embryosäcke mit sekundärem Embryosackkern. Ein Beispiel bietet hierfür der in Fig. 4 in drei Schnitten dargestellte Embryosack. Man kann aber auch recht häufig Embryosäcke finden, in denen neben einem mehrzelligen Embryo ein ungeteilter primärer Endospermkern oder sehr oft auch unverschmolzene Polkerne liegen. Ich begnüge mich da mit der Darstellung zweier Beispiele zur Beleuchtung des letzterwähnten Falles. Fig. 5 zeigt drei benachbarte Schnitte durch einen Embryosack, und zwar zeigt 5*a* die beiden Synergiden und die beiden Polkerne; von diesen ist der eine auch in 5*b* nebst einer Partie des Embryos zu sehen; dieser ist wieder vollständig in 5*c* zu finden.

Daß in manchen Fällen die Polkerne so keine Neigung zur Verschmelzung zeigen, dafür ist Fig. 6 ein Beleg. Der zweizellige Embryo ist von zwei unversehrten Synergiden begleitet, von denen eine teilweise in den dargestellten Schnitt zu liegen kommt. Die Polkerne liegen zwar in einer zusammenhängenden Plasmamasse, sind aber durch einen größeren Zwischenraum voneinander getrennt. Daß es sich hier wirklich um Polkerne handelt und nicht um die beim ersten Endospermteilungsschritt gebildeten Endospermkerne, was man nach dem Aussehen der Kerne vielleicht vermuten könnte, zeigt unwiderleglich die Abwesenheit einer Trennungswand,

Die folgenden Figuren führen Fälle vor, wo sich die Polkerne teilen, ohne sich vorher zum primären Endospermkerne vereinigt zu haben.

In Fig. 7 ist der Embryo auf beiden Seiten von den sich teilenden Polkernen begleitet. Diese Lage ist vielleicht durch den kleinen zur Verfügung stehenden Raum bedingt, der dadurch eingeschränkt wird, daß sich eine große Zelle — wahrscheinlich ein nicht ganz zur Ausbildung gelangender Embryosack — nach oben vordrängt.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum



Anders sind die Raumverhältnisse in dem Embryosacke, der in drei aufeinanderfolgenden Schnitten in Fig. 8 dargestellt ist. 8*c* zeigt den mehrzelligen Embryo, die beiden Synergiden und tiefer unten den einen Polkern in Teilung. Der zweite Polkern liegt in der Nähe des Embryos und kommt in Fig. 8*a* zum Vorschein. Die beiden sich teilenden Polkerne sind durch zusammenhängende Plasmastränge miteinander verbunden; eine Scheidewand ist zwischen ihnen nicht zu sehen.

Einen seltenen Fall führt schließlich Fig. 9 vor. In dem dargestellten Schnitte liegt eine Synergide — die zweite, ebenfalls unversehrte liegt in einem Nachbarschnitte —, der etwas abnorm gestaltete Embryo, ein Polkern, der ungeteilt geblieben ist, während sich der andere eben geteilt hat. Die beiden Kerne, die durch die letztgenannte Teilung entstanden sind, halten zwischen sich an Plasmafäden eine Zellmembran ausgespannt, deren Bildung noch nicht ganz abgeschlossen ist. Dieses Verhalten der Polkerne konnte ich nur an einem einzigen Embryosack mit Sicherheit feststellen. Daß es sich auch hier um selbständig und unabhängig voneinander vorgehende Polkerne handelt, zeigt die Abwesenheit einer Scheidewand zwischen ihnen.

---

Wenn wir im folgenden die oben beschriebenen Beobachtungen an *Hieracium aurantiacum* einer Besprechung unterziehen, so werden wir uns auf einige wenige Punkte beschränken können, die von größerem Interesse sind.

Vor allem müssen wir hervorheben, daß wir bei *Hieracium aurantiacum* zellulare Bildung des Endosperms gefunden haben, ein Befund, der in auffälliger Weise von den in der Literatur niedergelegten Berichten absticht. Hofmeister[1] faßt seine Beobachtungen über die Endospermbildung der Kompositen folgendermaßen zusammen: »Die Entwicklung des Endosperms, allgemein durch freie Zellbildung, beginnt überall schon früh und füllt sehr zeitig bei *Calendula*

[1] Hofmeister, Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen (Jahrb. f. wiss. Bot., I. 1858, p. 123).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum



und *Aster* den Embryosack mit geschlossenem Gewebe aus, während anderwärts das junge Endosperm zuerst in Schichten den Wänden des Sackes sich anlegt und längere Zeit in dessen Mitte einen mit Flüssigkeit erfüllten Raum frei läßt.« Diese Mitteilung deutet wohl in ihrem ersten Teile auf nukleares Endosperm hin; des weiteren ist es aber sehr auffällig, daß Hofmeister *Aster* und *Calendula*, deren Embryosack sich nach seinen Beobachtungen frühzeitig mit geschlossenem Gewebe füllt, den übrigen von ihm untersuchten Kompositen — er scheint da wohl in erster Linie *Helianthus* im Auge zu haben, deren Embryologie ihm sicher gut bekannt gewesen ist,[1] — gegenüberstellt, wo er einen Plasmabelag an der Wandung des Embryosackes fand.

Mottier[2] fand bei *Senecio aurea* »several free nuclei... in the cavity of the embryosac, when the first wall is formed in the embryo. Very soon, however, cell formation takes place and the cavity of the embryosac is filled with endosperm.« Diese Angabe vom Auftreten freier Kerne im Embryosack stimmt aber durchaus nicht zu der Fig. 27 auf Taf. XXVIII, wo offenbar ein frühes Endospermstadium dargestellt ist. Wir sehen da zwischen zwei Endospermkernen bereits eine Wand angelegt.

Klarer sind die Mitteilungen Land's[3] über *Erigeron philadelphicus*: »After a brief rest the definitiv nucleus (d. i. der primäre Endospermkern) divides and in the many preparations examined the cell plate was invariably parallel to the longer axis of the sac. The endosperm nuclei, after the last named division, are usually multi-nucleolate... In the second division of the endosperm nuclei the cell plate is usually at right angles to the long axis of the sac. The two upper nuclei resulting from this last division move towards the micropylar end of the sac, and, occupying the place made vacant by the

---

[1] Hofmeister, Die Entstehung des Embryos der Phanerogamen. Leipzig 1849.

[2] Mottier, On the Embryosac and Embryo of *Senecio aurea* (Bot. Gaz. XVIII, 1893, p. 252).

[3] Land W. J. G., Double fertilization in Compositae (Bot. Gaz. XXX, 1900).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum



synergids, lie a little above and close against the egg... The fertilized egg usually completes its first division shortly after the second division of the endosperm, the first wall being transverse.« Diese Beschreibung zeigt meines Erachtens ganz klar, daß Land bei *Erigeron* zellulare Endospermbildung beobachtet hat, wobei die Lage der Wände genau so verläuft, wie sie in unserer Fig. 1 dargestellt wurde.

Diejenigen Autoren, die am entschiedensten in neuerer Zeit für die systematische Verwertung der Endospermmerkmale eingetreten sind, nämlich Samuelsson[1] und Jacobsson-Stiasny,[2] rechnen die Kompositen zu denjenigen Familien, die nukleares Endosperm bilden. Letztere scheint allerdings ihr Urteil mit Rücksicht auf die eben angeführten Befunde Land's zögernd auszusprechen.

Bevor ich die Angaben bringe, welche in Bild und Wort Fälle von zellularer Endospermbildung anführen, sei noch einiger bildlicher Darstellungen gedacht, die für diese Entstehungsart sprechen, ohne daß die Autoren darauf näher eingingen, nämlich: *Antennaria dioica* (Juel in k. Svenska Vet. Ak. Handl., 33. 1900, Nr. 5, p. 18, Fig. III*b*), *Hieracium flagellare* (Rosenberg in Bot. Tidsk., 28, 1908, p. 161, Fig. XI *A* und *C*).

Ausführlich hat sich dagegen Carano über die Endospermbildung von *Bellis perennis* geäußert:[3] »Primo a dividersi è di solito il nucleo secondario e la direzione del suo fuso è perpendicolare all'asse longitudinale del sacco; alla divisione nucleare tien dietro quella cellulare con formazione di membrana divisoria. Le due cellule così prodotte tornano a dividersi perpendicolarmente alla prima direzione ma nello stesso piano, e siccome la cavità del sacco è ancora poco ampia, rimane già colmata da queste prime cellule dell'albume.

---

[1] Samuelsson G., Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger *Bicornes*-Typen (Svensk bot. Tidskr., 1913, 7).

[2] Jacobsson-Stiasny E., Versuch einer phylogenetischen Verwertung der Endosperm- und Haustorialbildungen bei den Angiospermen (diese Sitzungsber., 123. B., 1914).

[3] Carano E., Ricerche sull'embriogenesi delle Asteracee (Annale di Bot., *13*, 1915, p. 259).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum



Alla prima divisione del nucleo secondario segue subito quella dello zigoto, come rilevasi dalla fig. 7, in cui esso la forma di clava e monstra il nucleo in carikinesi, mentre le due prime cellule dell'albume, da poco formate, sono già separate da un'evidente membrana.« Die darin angeführte Fig. 7 entspricht völlig unserer Fig. 2, nur daß bei dieser die Eizelle noch nicht in Teilung begriffen ist.

In klarer Weise spricht sich auch Holmgren über die von ihm untersuchte Gattung *Eupatorium* aus:[1] »Bei der Endospermbildung werden Wände schon nach den ersten Teilungen angelegt und das Endosperm wächst dann durch sukzessive Zellteilungen heran.«

Während sich in der neueren Literatur Angaben über zellulare Endospermbildung bei den Kompositen immerhin — wenn auch in geringer Zahl — finden, sind Beobachtungen, die in verläßlicher Weise eine nukleare Endospermbildung beweisen würden, kaum bekannt. Ich wüßte da nur *Dahlia coronata* zu nennen, von welcher Art Palm Teile eines plasmatischen Embryosackwandbelages mit freien Endospermkernen in mehreren Figuren darstellt.[2]

Ich möchte schließlich noch eigene Beobachtungen an *Crepis biennis* anführen. Bei dieser Art zeigten mir eine Anzahl junger Endospermstadien, daß beim ersten Teilungsschritt eine Zellteilung unter Bildung einer Querwand stattfindet und daß beim zweiten Teilungsschritt wieder Querwände gebildet werden.

Im großen und ganzen müssen nun alle diese Befunde über die Endospermbildung bei den Kompositen als äußerst spärlich im Verhältnis zur Größe dieser Familie bezeichnet werden. Immerhin läßt sich das eine mit Bestimmtheit sagen, daß bei den Kompositen zellulare Endospermbildung nebst nuklearer vorkommt. Bei folgenden Unterabteilungen (nach der Einteilung Hoffmann's) wurde zellulares Endosperm wenigstens an dem einen oder

[1] Holmgren J., Apogamie in der Gattung *Eupatorium* (Svensk bot. Tidskr., *10*, 1916, p. 268).

[2] Palm B., Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen (Stockholm 1915), Fig. 44 und 45.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum



anderen Vertreter festgestellt: *Eupatorieae, Astereae, Inuleae, Senecioneae* (?), *Calenduleae* (?) und *Cichorieae*; nukleares Endosperm wurde bei Vertretern der *Heliantheae* nachgewiesen; über die übrigen Unterfamilien scheint diesbezüglich überhaupt nichts bekannt zu sein.

Dieses Verhalten der Kompositen steht recht gut mit dem im Einklange, was über die Endospermverhältnisse der nächst verwandten Familien bekannt geworden ist. Den Campanulaceen und Lobeliaceen scheint nach den Angaben Samuelsson's zellulares Endosperm zuzukommen. Bei den Goodeniaceen ist die Endospermbildung nicht bekannt, doch werden bei ihnen Endospermhaustorien beschrieben, wie sie bei zellularem Endosperm aufzutreten pflegen.[2] Was die Stylidiaceen betrifft, so verweise ich darauf, daß die von Burns[3] gemachten Angaben von Jacobsson-Stiasny[4] zu dem Schlusse verwertet werden, daß für diese Familie »die Abstammung von Formen mit gekammerter Makrospore« wahrscheinlich ist. Hinsichtlich der Calyceraceen liegt die Untersuchung Dahlgren's vor, der bei *Acicarpha tribuloides* die zellulare Entstehung des Endosperms nachgewiesen hat.[5]

Ein zweiter hier zur Besprechung kommender Punkt ist die sehr auffällige Inkonstanz in der Richtung des ersten Endospermteilungsschrittes. Auffallend deshalb, weil die erste Teilungswand des Endosperms sonst nicht nur innerhalb derselben Art, sondern auch größerer systematischer Einheiten immer in derselben Richtung angelegt wird. Dies konnte ich wenigstens bei den von mir untersuchten Labiaten beobachten und dieselbe Erscheinung ist auch Samuelsson[6] bei verschiedenen Familien mit zellularer Endospermbildung aufgefallen. Ich neige zu der Ansicht, daß diese Inkonstanz bei *H. aurantiacum* durch die Verschiedenheit der Raum-

[1] Samuelsson, l. c., p. 139.

[2] Jacobsson-Stiasny E., l. c., p. 82 [548].

[3] Burns G. P., Beiträge zur Kenntnis der Stilidiaceen (Flora, *87*, 1900).

[4] Jacobsson-Stiasny E., l. c., p. 82 [548].

[5] Dahlgren K. V. O., Über die Embryologie von *Acicarpha tribuloides* Juss. (Svensk bot. Tidskr., *9*, 1915, p. 184 ff).

[6] Samuelsson, l. c., p. 143 f.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum



verhältnisse bedingt ist. Denn in den »einfachen« Embryosäcken scheint die erste Endospermwand stets eine Querwand zu sein. Längsgerichtete erste Wände fand ich dagegen nur in »zusammengesetzten« Embryosäcken, wo der Raum im dominierenden Embryosack durch kleinere, thyllenartig in diesen vorspringende Embryosäcke eingeschränkt war. Die quergerichtete erste Endospermwand dürfte demnach das für unsere Art ursprüngliche Verhalten vorstellen. Dafür spricht es auch, daß ich bei *Crepis biennis* dasselbe Verhalten beobachten konnte.

Eine weitere auffallende Erscheinung, die ich im früheren geschildert habe, ist das Verhalten der Polkerne. Diese verschmelzen in manchen Embryosäcken sehr frühzeitig, wie es der in Fig. 4 dargestellte Embryosack zeigt, dessen Dimensionen solche sind, wie sie nur vor der Weiterentwicklung der Eizelle zu beobachten sind. Viel häufiger fand ich aber in meinen Präparaten die Verschmelzung der Polkerne verzögert. Neben mehrzelligen Embryonen waren oft noch unverschmolzene Polkerne zu finden; ja wir haben im früheren gesehen, daß zweifellos bisweilen die Polkerne überhaupt nicht verschmelzen, sondern selbständig in Teilung treten.

Dieses Verhalten der Polkerne verdient zunächst unter dem Gesichtspunkte Beachtung, daß im allgemeinen bei den Angiospermen die Entwicklung des Endosperms der des Embryos vorauseilt, was teleologisch verständlich ist. Bei *H. aurantiacum* ist aber sehr oft der Embryo voraus. Im Gegensatze zu anderen apogamen Pflanzen, deren diploïde Eizellen eine Art Reife durchmachen müssen, bevor sie sich zu einer Teilung entschließen, — eine Erscheinung, die bei apogamen Arten der Gattungen *Burmannia* und *Balanophora* von Ernst festgestellt wurde, der der Frage nach der Entwicklungserregung der Eizellen apogamer Pflanzen besondere Beachtung geschenkt hat[1] — scheint die Eizelle von *Hieracium* sozusagen sofort entwicklungsfähig zu sein. Dies wird unmittelbar aus der Betrachtung von Schnitten durch ganze

[1] Ernst A., Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich (Jena 1918), p. 308.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum



junge Köpfchen klar, in denen neben Früchten mit sehr frühen Entwicklungsstadien des Embryosackes sich solche finden, die schon junge Embryonen enthalten. Während somit die Eizellen bei *H. aurantiacum* sogleich nach ihrer Bildung teilungsfähig sind, sind die Polkerne viel trägerer Natur; sie zögern mit der Verschmelzung und — verschmolzen oder nicht verschmolzen — entschließen sie sich erst spät zur Teilung. Es fehlt offenbar hier der Anstoß, der die Endospermbildung rechtzeitig auslöst. Es liegt nahe, diesen Anstoß in der doppelten Befruchtung zu erblicken. In diesem Zusammenhange möge noch betont werden, daß die erwähnte Verspätung des Endosperms gegenüber dem Embryo nur in frühen Stadien zu beobachten ist; schon in etwas späteren Stadien des Embryos — etwa in dem der 16zelligen Embryokugel — zeigt sich, daß das Endosperm durchaus die anfängliche Verspätung eingeholt hat und vollständig in der Lage ist, als »Nährembryo« zu fungieren.

Das Verhalten der Polkerne bei *Hieracium aurantiacum* steht ganz im Gegensatze zu dem bei normalgeschlechtlichen Kompositen, für welche nach den Angaben der Literatur ein sehr frühzeitiges Verschmelzen der Polkerne — stets vor der Befruchtung — charakteristisch zu sein scheint; aus eigener Anschauung kann ich dieses Verhalten für *Tussilago farfara, Senecio silvaticus* und *Crepis biennis* bestätigen. Bei den apogamen Angiospermen ist ziemlich allgemein die Tendenz festzustellen, die Vereinigung der Polkerne zu unterdrücken. In dieser Hinsicht können in erster Linie die von Treub, Lotsy und Ernst[1] untersuchten apogamen *Balanophora*-Arten, bei denen nur ein Polkern das Endosperm bildet, während der andere mit dem Antipodialapparat zugrunde geht, angeführt werden, wogegen die wahrscheinlich befruchtungsbedürftige *Rhopalocnemis phalloides* einen normalen primären Endospermkern ausbildet. Bei *Antennaria alpina* unterbleibt ebenfalls die Vereinigung der Polkerne, die nach Juel[2] beide

[1] Ernst A., Embryobildung bei *Balanophora*. Flora, *106*, 1913, und die hier angegebene Literatur.

[2] Juel, Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria* (K. Sv. Vet. Ak. Handl., *33*, 1900, Nr. 5).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum



selbständig in Teilung treten. In anderen Fällen apogamer Keimbildung scheinen sich die Polkerne jedoch überhaupt oder wenigstens nicht so strenge an diese Regel zu halten, die von Porsch[1] als Postulat seiner Archegontheorie bezeichnet wird, daß nämlich »in denjenigen Fällen, wo der Embryo parthenogenetisch entsteht und zu seiner Ernährung Endosperm braucht, dieses Endosperm von dem einen Polkern allein geliefert sein muß«. So gibt Strasburger für das parthenogenetische *Elatostema sessile* an:[2] »Die beiden Polkerne verschmelzen dann annähernd in der Mitte des Embryosackes, wobei sich sofort die Teilung des Embryosackkernes vollzieht.«

Bezüglich der parthenogenetischen Alchemillen sagt Murbeck,[3] daß die Polkerne verschmelzen; er fügt jedoch hinzu: »Die Verschmelzung der Polkerne bei den parthenogenetischen Alchemillen braucht gar nicht den Verdacht zu erregen, daß dieses Stadium bei der Untersuchung Juel's von *Antennaria alpina* übersprungen worden sei. Gewisse Umstände sprechen nämlich für die Möglichkeit, daß auch bei den Alchemillen die Verschmelzung zuweilen ausbleibt.« Sonach dürften die Alchemillen dasselbe Verhalten zeigen, wie wir es bei *Hieracium aurantiacum* mit voller Sicherheit feststellen konnten, nämlich daß die Polkerne verschmelzen können oder nicht. Man könnte vermuten, daß das erstere Verhalten vielleicht auf haploïde Embryosäcke beschränkt sei, deren Vorkommen nach den Kreuzungsversuchen Ostenfeld's für die apogamen Hieracien nachgewiesen ist. Dies trifft jedoch nicht zu; denn verschmolzene Polkerne sind auch in Embryosäcken anzutreffen, wo Embryobildung ohne Befruchtung eingetreten ist.

Dem verschiedenen Verhalten der Polkerne muß auch eine Verschiedenheit in der Ausbildung des Endo-

---

[1] Porsch O., Versuch einer phyl. Erklärung des Embryosackes und der doppelten Befruchtung der Angiospermen. Jena 1907. p. 30.

[2] Strasburger E., Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei den Urticaceen (Jahrb. f. wiss. Bot., *47*, 1910, p. 269).

[3] Murbeck Sv., Parthenog. Embryobildung in der Gattung *Alchemilla* (Lunds Univ. Arsskr., *36*, 1901, Afd. 2, Nr. 7, p. 31).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum



sperms entsprechen. Je nachdem die Polkerne verschmelzen oder nicht, muß aus ihnen ein $4x$- oder ein $2x$-Endosperm in den diploïden Embryosäcken entstehen.[1] Diese verschiedenartige Endospermbildung ist aber von Interesse im Zusammenhange mit gewissen Fällen von Polyembryonie. Bei *H. excellens* fand Rosenberg[2] oft zwei Embryonen in demselben Sacke. »The adventive embryo is, however, in this case not of the same value as for instance in the ordinary ‚Nucellussprossungen' in several plants, but its origin is an endosperm cell which is shown in fig. X. *B*. It may possible depend upon the fact that the polar nuclei have not become united, and the one of them is the cause of the embryo formation.«[2] Auch ich konnte, wie schon früher erwähnt, bei *H. aurantiacum* oft Fälle von Polyembryonie beobachten; darunter gab es einzelne adventive Embryonen, welche wahrscheinlich wie die von Rosenberg auf das Endosperm zurückzuführen sind. Eine genauere Untersuchung dieser vermutlichen Endosperm-Embryonen, die vor allem deshalb von Interesse wäre, weil damit der einzige Fall von solcher adventiver Embryobildung aus dem Endosperm festgestellt wäre, nachdem Ernst den Fall bei *Balanophora* als irrtümlich nachgewiesen hat, hoffe ich später an der Hand reicheren Materiales vorlegen zu können.

---

[1] Die somatische Chromosomenzahl von *Hieracium aurantiacum* $2x = 36$; in den Pollenmutterzellen wurde $x = 44$ bis 22 beobachtet (Rosenberg, Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in *Hieracium*. Svensk. bot. Tidskr., *11*, 1917).

[2] Rosenberg, l. c., p. 162.

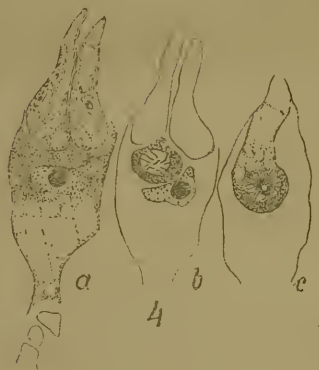
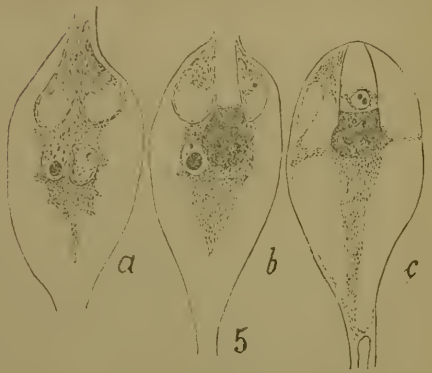
Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum



# Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1 und Fig. 5 wurden mit Leitz Objektiv 8, die übrigen mit Leitz hom. Imm. $^1/_{12}$ *a* unter Anwendung des Leitz'schen Zeichenokulars 2 entworfen. Die Zahlen in Klammern geben die absoluten Vergrößerungen der reproduzierten Zeichnungen an.

1. Längsschnitt durch einen zusammengesetzten Embryosack. Oben ungeteilte Eizelle und zweiter Endospermteilungsschnitt. Die Figur ist aus mehreren Schnitten kombiniert (235).
2. Querschnitt durch einen Embryosack mit zweizelligem Endosperm und ungeteilter Eizelle. Integumenttapetum zugrundegehend (318).
3. Längsschnitt durch einen Embryosack mit jungem Embryo und mehrzelligem Endosperm (318).
4. *a*, *b*, *c*. Schnittserie durch einen fertigen, aber noch sehr kleinen Embryosack mit sekundärem Embryosackkern (365).
5. *a*, *b*, *c*. Schnittserie durch einen einfachen Embryosack mit jungem Embryo und Polkernen (235).
6. Längsschnitt durch einen Embryosack mit zweizelligem Embryo und Polkernen (380).
7. Oberer Teil eines Längsschnittes durch einen Embryosack mit jungem Embryo und sich teilenden Polkernen (375).
8. *a*, *b*, *c*. Längsschnittserie durch einen Embryosack mit jungem Embryo und sich teilenden Polkernen (318).
9. Längsschnitt durch einen Embryosack mit mehrzelligem Embryo, einem ruhenden und einem sich teilenden Polkern (318).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum